

УДК 576.895.121.5 : 591.477.1

© 1993

**СТРОЕНИЕ ПОКРОВОВ ЦЕСТОДЫ RAUSCHITAENIA ANCORA
(CYCLOPHYLLIDEA: DILEPIDIDAE)**

В. В. Поспехов, Н. А. Поспехова

Описана ультраструктура тегумента *R. ancora*, внедряющейся в стенку кишечника бекаса. Выделено четыре области, различающиеся по морфологии тегумента: присоски, сколекс, зона шейки и стробила за пределами капсулы. Различия в строении микротрихий и секреторных включений связаны со способом фиксации цестоды и хозяинно-паразитным взаимодействием.

Полиморфизм покровов на разных участках сколекса и стробилы описан у многих видов цестод (Краснощеков, 1979; Lumsden, Specian, 1980; Куперман, 1988), причем наибольшим своеобразием отличается передняя часть сколекса, т. е. место контакта паразита с тканями хозяина. Зона контакта значительно расширяется у видов, которые фиксируются зараживанием в стенке кишечника, как *Hunterella nodulosa* (Hayunga, Mackiewicz, 1975), или *Rauschitaenia ancora* (Бондаренко, Томиловская, 1979). Сколекс цестоды глубоко внедряется в стенку кишки, почти перфорируя ее. Размеры сколекса по сравнению с личиночной фазой увеличиваются в 10 раз, вокруг сколекса образуется капсула с узким выходным отверстием.

Среди циклофиллид строение покровов при таком способе фиксации ранее не было описано, хотя может представлять интерес как в морро-функциональном, так и в сравнительном плане.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран на Чаянском биологическом стационаре Института биологических проблем Севера.

Половозрелых цестод *Rauschitaenia ancora* (Mamaev, 1959) Bondarenko, Tomilovskaja, 1979 извлекали из двенадцатиперстной кишки бекаса *Gallinago gallinago*. Для электронной микроскопии брали сколекс с шейкой и фрагментом стробили, выступающим в просвет кишки. Материал фиксировали и обрабатывали по стандартной методике с последующей заливкой в смесь эпон-аралдит. Срезы получали на ультрамикротоме LKB и просматривали в электронном микроскопе BS-500 «Tesla».

РЕЗУЛЬТАТЫ

При исследовании материала мы выделили четыре зоны, отличающиеся строением микротрихий и составом цитоплазматических включений тегумента:

покровы присосок, покровы сколекса,¹ покровы шейки и покровы стробилы за пределами капсулы.

Покровы присосок (рис. 1, 1). Прямые, тонкие микротрихи длиной около 3 мкм имеют короткую (0.23 мкм) базальную часть. Тонкофибрillлярный разреженный гликокаликс толщиной до 4 мкм заполняет пространство между микротрихиями. Поверхностный синцитий тегумента содержит три вида включений. Первый тип включений характерен только для присосок, это крупные округлые гранулы различной плотности, около 0.18 мкм в диаметре. Второй тип включений — мелкие гранулы (0.045 мкм), третий — гантелевидные тельца длиной 0.15—0.3 мкм. Часть гантелевидных телец на срезе имеет один расширенный конец, из-за чего приобретает каплевидную форму. Другие же лишены содержимого и представлены пустыми мембранными профилями гантелевидной формы. Все виды включений распределены в толще тегумента достаточно равномерно.

Тегументальные цитоны присосок располагаются в верхней их трети и дают несколько мощных отростков в сторону поверхностного синцития. Ядра цитонов — от овальных до полигональных, цитоплазма электронноплотная, с хорошо развитым эндоплазматическим ретикулумом (ЭПР) и комплексом Гольджи (рис. 2, 1). В перикарионах и отростках обнаруживаются большие скопления гранул разного размера, гантелевидных телец не найдено.

Покровы сколекса (рис. 1, 2; 1, 2a). Кяди от присосок тонкие микротрихи постепенно сменяются мощными сложно организованными микротрихиями высотой до 5 мкм. Их базальная часть 1—1.5×1 мкм и имеет неправильные очертания на поперечных срезах. Дистальные участки в поперечном сечении имеют вид многоугольников, заполненных микротрубочками. В «углах» располагаются скопления плотного материала (рис. 2, 3). Ограничивающая трехслойная мембрана тесно контактирует с гликокаликсом, имеющим толщину около 3.5 мкм. Базальная и апикальная части микротрихий разделены трехслойной мембраной, по периметру базальных частей располагается слой электронноплотного материала.

Толщина тегумента варьирует от 2.5 мкм в передней части сколекса до 3.5 мкм на латеральной поверхности. Из-за большого содержания в нем крупных сливающихся вакуолей с тонкофибрillлярным материалом поверхностный синцитий имеет «пенистый» вид. Мелкие гранулы 0.035—0.045 мкм в диаметре располагаются под ограничивающей мембраной, заходя в базальные части микротрихий (рис. 2, 3a). Базальная мембрана дает глубокие инвагинации в цитоплазму тегумента; между ними располагаются митохондрии.

В покровах передней части сколекса и вокруг присосок обнаруживается большая концентрация безресничковых погруженных сенсилл, которые в единичных экземплярах встречаются по всей поверхности сколекса.

Цитоны тегумента в зоне сколекса амебовидные (рис. 2, 2), располагаются вблизи покровов. В передней части сколекса обычны 2—3-ядерные цитоны. Ядра овальные, ядрышки хорошо выражены. Цитоплазма электронноплотная с немногочисленными каналами ЭПР. Комплекс Гольджи (КГ) хорошо развит. От него отшнуровываются мелкие вакуоли, которые объединяются в более крупные. Нередко к таким вакуолям примыкают митохондрии с признаками деструкции и плотные мелкие гранулы.

Покровы шейки (рис. 1, 3). Тонкое строение микротрихий то же, что и в зоне сколекса, но располагаются они более плотно и имеют меньший диаметр. Слой гликокаликса значительно истончается, в промежутках между микротрихиями толщина его около 2 мкм, на дистальных концах микротрихий — около 0.085 мкм. Мощность тегумента та же, что и в передней части сколекса.

¹ Строение хоботковой железы и покровов хоботка будет рассмотрено отдельно.

В базальной части синцития наблюдается скопление митохондрий, разделенных инвагинациями базальной мембранны.

Поверхностный синцитий содержит включения трех типов. Светлые вакуоли в меньшем, чем в сколексе, количестве располагаются под поверхностной мембраной, плотные мелкие гранулы (0.045 мкм) и более крупные (0.085 мкм) оvoidные гранулы равномерно распределены в толще поверхностного синцития.

Цитоны имеют вытянутую форму, меньшие, чем в сколексе, размеры и ориентированы перпендикулярно к поверхности тегумента. Ядра их овальные или полигональные, с глыбками хроматина вблизи ядерной оболочки. В цитоплазме отмечены отдельные каналы ЭПР, зоны Гольджи, как правило, неединичные. Кроме того, в цитоплазме обычны капли липидов и изредка — кристаллические структуры, заполняющие большую часть цитона. Цитоплазматические мостики, соединяющие цитоны с поверхностным синцитием, заполнены митохондриями (рис. 1, 3).

Покровы стробилы вне капсулы (рис. 1, 4). Микротрихи имею длину 2.5 мкм, базальная часть хорошо развита (0.25×1 мкм). Гликокаликс представлен разреженными фибрillами на поверхности микротрихий. Между микротрихиами располагаются многочисленные светлые везикулы диаметром около 0.08 мкм. Мощность поверхностного синцития 1.5—2 мкм. Матрикс темный, содержит небольшие светлые вакуоли и многочисленные гантлевидные тельца с таким же строением, как в тегументе присосок. Большинство тельц орентировано вдоль стробилы и равномерно распределено в толще тегумента.

В базальной части поверхностного синцития располагаются немногочисленные митохондрии. Базальная мембрана дает неглубокие инвагинации в толщу дистальной цитоплазмы.

Немногочисленные чувствительные окончания представлены тремя типами: безресничковые (с корешком и без) и ресничковые.

Цитоны тегумента имеют небольшие размеры, располагаются на значительном расстоянии друг от друга. Цитоплазматические мостики слабо развиты. В перикарионах отмечено небольшое количество светлых вакуолей, гантлевидные тельца практически отсутствуют.

ОБСУЖДЕНИЕ

Морфология тегумента рассмотренных участков тела *R. ancora* имеет существенные отличия, которые выражаются в разной толщине гликокаликса, строении микротрихий, составе включений и некоторой разнице в строении цитонов.

Мощность гликокаликса уменьшается в направлении от присосок (4 мкм) к шейке (2 мкм). За пределами капсулы гликокаликс вообще не образует единого слоя. Частичную утрату гликокаликса за пределами капсулы можно объяснить потерями при подготовке материала, однако везикулы между микротрихиами стробилы сохраняются. Поэтому различия в толщине гликокаликса имеют скорее функциональное объяснение.

От присосок к стробиле меняется и строение микротрихий, среди которых можно выделить по крайней мере три типа. Первые из них характерны для тегумента присосок, вторые — покрывают сколекс и шейку, третьи — располагаются на стробиле. Обычно у цестод различают фиксаторные и трофические микротрихии (Бисерова, 1987). Однако микротрихии присосок не могут принимать сколько-нибудь значительного участия в трофике гельминта, поскольку имеют неразвитую базальную часть, с которой обычно связывают абсорбционно-трофические функции (Lumsden, 1975). Фиксаторная функция для прямых и относительно тонких микротрихий тоже маловероятна, тем более чем передняя часть сколекса вместе с присосками располагается в полости капсулы отно-

сительно свободно. На наш взгляд, микротрихии присосок выполняют механическую, барьерную функцию, являются опорными элементами для гликокаликса. Возможно, что при внедрении паразита микротрихии присосок могут разрушать клетки хозяина (Краснощеков, 1979).

Микротрихии сколекса и шейки являются фиксаторными образованиями. В пользу такого предположения свидетельствуют и отложение плотного материала по периметру базальных частей, и укрепление апикальной части микротрубочками. Микротрубочки в апикальных частях микротрихий обнаружены как у высших (Jha, Smyth, 1969; Hess, Guggenheim, 1977), так и у низших цестод (Hayunga, Mackiewicz, 1975; Куперман, 1988) и, по мнению ряда авторов, обеспечивают структурную жесткость микротрихии. У *R. ancora* на светооптическом уровне эти крупные микротрихии выглядят как шипики (Бондаренко, Томиловская, 1979), однако мы не исключаем, что по своим очертаниям они близки к полимикротрихиям низших цестод (Бисерова, 1987), т. е. их апикальные концы состоят из нескольких зубцов. Для ответа на этот вопрос требуется применение методики сканирующей микроскопии. Базальные отделы микротрихий сколекса и шейки достаточно хорошо развиты, поэтому они могут участвовать в абсорбционно-трофических процессах. Однако микротрихии типично трофического типа располагаются на стробиле только за пределами капсулы.

Секреторные включения в дистальной цитоплазме тегумента *R. ancora* имеют четкую приуроченность к определенным участкам тела. Крупные округлые гранулы присутствуют только в тегументе присосок, функциональная роль их неясна. Возможно, что они вместе с гантелевидными тельцами участвуют в формировании гликокаликса, который здесь имеет наибольшую толщину. Такая точка зрения на функциональное значение палочковидных и сферических телец тегумента разделяется многими авторами (Краснощеков, 1979).

Тегумент латеральных поверхностей сколекса и шейки, который наиболее тесно контактирует со стенками капсулы, характеризуется наличием большого количества вакуолей с фибриллярным содержимым. Они могут содержать секрет, обеспечивающий либо защиту от иммунных реакций хозяина, либо компенсацию потерь гликокаликса при соприкосновении со стенками капсулы.

Электроннодense включения, находящиеся в базальные части микротрихий, отмечены у ряда цестод (Shivers e. a., 1986; Бисерова, 1987). Шайверс с соавторами (Shivers e. a., 1986) предполагают, что дисковидные тельца тегумента, продвигаясь внутрь микротрихий, могут затем высвобождать свое содержимое на их поверхности через поры в апикальных концах. Возможно, что таким образом происходит формирование гликокаликса, хотя у *R. ancora* плотные гранулы в базальных частях микротрихий скорее поставляют материал для укрепления стенок микротрихий.

Секреция везикул с поверхности тегумента является наиболее характерной особенностью стробилы *R. ancora* за пределами капсулы. Чаще подобное явление наблюдалось у личинок цестод (Краснощеков, 1982; Гулинска, Федосеенко, 1986), где ему приписывается либо защитная функция, либо секреция протеолитических ферментов, участвующих в мембранным пищеварении. Последнее предположение хорошо увязывается с фактом обнаружения таких везикул у *R. ancora* на участке тегумента с трофическими микротрихиями, который выступает в просвет кишki хозяина. Единственный массовый вид включений в этой части тегумента представлен гантелевидными тельцами, поэтому нельзя исключить их участие в образовании везикул. По-видимому, гантелевидные тельца высвобождают свое содержимое под наружной мембраной, где располагается слой гомогенного материала. Наличие многочисленных мембранных профилей и полостей, близких по форме к гантелевидным тельцам, подтверждает предположение о высвобождении их материала в этом районе тегумента.

Митохондрии выявлены во всех разделах тегумента *R. ancora* и различия в их количестве могут иллюстрировать уровень активности тех или иных участков тегумента. Наибольшее количество митохондрий отмечено в тегументе шейки и особенно в цитоплазматических мостиках, связывающих цитоны с дистальной цитоплазмой. Повышенные энергетические потребности тегумента шейки могут объясняться как процессами пролиферации в этой части тела, так и необходимостью активной защиты в зоне контакта с тканями хозяина.

Морфология цитонов разных участков тегумента также имеет свои особенности. По мере удаления от сколекса уменьшаются размеры и количество цитонов, а также количество органелл, участвующих в синтетических процессах.

Секреторные включения цитонов не всегда соответствуют таковым в прилежащих участках дистальной цитоплазмы. Так, цитоны присосок и стробили практически не содержат гантелевидных телец, хотя в дистальной цитоплазме присосок и особенно стробили они имеются в большом количестве. Подобная картина наблюдалась у личинок *Platyscolex ciliata*, где до экацистирования палочковидные тельца присутствовали в цитонах, а после экацистирования исчезали (Краснощеков, Плужников, 1981). Авторы объясняют это явление изменением характера секреции цитонов. Возможно, что у *R. ancora* синтез палочковидных телец происходит периодически, по мере необходимости.

В цитоплазме цитонов (за исключением присосок) часто наблюдаются капли липидов. У низших цестод липиды отмечаются как в цитонах, так и в поверхностном синцитии и описываются как продукты секреции (Куперман, 1988). В дистальной цитоплазме *R. ancora* липидов не обнаружено. В активно синтезирующих клетках липиды могут использоваться в качестве материала для формирования мембран, однако при многообразии функций липидов у цестод (Smyth, McManus, 1989) это предположение требует дополнительной проверки.

Расположение чувствительных окончаний в покровах *R. ancora* достаточно типично для цестод (Плужников и др., 1986), несмотря на необычный способ фиксации паразита. По-видимому, сенсиллы играют важную роль в процессе поиска места внедрения, а после образования капсулы — воспринимают деформации тегумента при сокращениях кишечника хозяина.

Сравнение морфологии тегумента сколекса и шейки *R. ancora* показывает значительное их сходство (строение микротрихий, преобладающий тип секреторных включений), которое определяется расширением зоны контакта с тканями хозяина и воздействием на оба участка защитных реакций хозяина. Несомненно, что при сильном повреждении стенки кишечника защитные реакции должны иметь значительную интенсивность.

Возможно, что функциональное значение отдельных составляющих тегумента *R. ancora* будет более ясным при изучении морфологии хозяинно-паразитного пространства, которое мы планируем провести в следующей работе.²

Список литературы

- Бисерова Н. М. Строение покровов плероцеркоидов и половозрелых *Grillotia erinaceus* (Cestoda, Trypanophynta) // Паразитология. 1987. Т. 24, вып. 1. С. 26—34.
Бондаренко С. К., Томиловская Н. С. Новый род дилепидид — *Rauschiænia* gen. nov. и жизненный цикл *R. ancora* (Mamaev, 1959) comb. nov. — паразита бекасов // Экология и морфология гельминтов позвоночных Чукотки. М.: Наука, 1979. С. 93—115.
Гулинская Д., Федосенко В. Ультраструктура полицефальных личинок тениид // Функциональная морфология личинок трекматод и цестод. Алма-Ата: Наука, 1986. С. 141—159.

² Авторы выражают искреннюю признательность Н. С. Томиловской за помощь в определении материала.

- Краснощеков Г. П. Морфология покровных тканей плоских червей // Экология и морфология гельминтов позвоночных Чукотки. М.: Наука, 1979. С. 93—115.
- Краснощеков Г. П. Лярвогенез и морфологическая изменчивость тегумента личинок высших цестод: Автореф. дис. . . докт. биол. наук. М., 1982. 43 с.
- Краснощеков Г. П., Плужников Л. Т. Ультраструктура тегумента эксцистированных личинок *Platyscolex ciliata* (Cestoda, Dilepididae) // Паразитология. 1981. Т. 15, вып. 2. С. 118—125.
- Куперман Б. И. Функциональная морфология низших цестод: онтогенетические и филогенетические аспекты. Л.: Наука, 1988. 167 с.
- Плужников Л. Т., Краснощеков Г. П., Пospelov В. В. Ультраструктура рецепторных окончаний циклофилид (Cestoda, Cyclophyllidea) // Паразитология. 1986. Т. 20, вып. 6. С. 441—446.
- Hayunga E. C., Mackiewicz J. S. An electron microscope study of the tegument of *Hunterella nodulosa* Mackiewicz and McCrae, 1962 (Cestoidea: Caryophyllidea) // Intern. J. Parasitol. 1975. Vol. 5, N 3. P. 309—319.
- Hess E., Guggenheim R. A study of the microtriches and sensory processes of the tetrathyridium of *Mesocestoides corti* Hoeppli, 1925, by transmission and scanning electron microscopy // Z. Parasitenkd. 1977. Vol. 53. P. 189—199.
- Jha R. K., Smyth J. D. *Echinococcus granulosus*. Ultrastructure of microtriches // Exp. parasitol. 1969. Vol. 25. P. 232—244.
- Lumsden R. D. Surface ultrastructure and cytochemistry of parasitic helminths // Exp. Parasitol. 1975. Vol. 37, N 2. P. 267—339.
- Lumsden R. D., Specian R. D. The morphology, histology, and fine structure of the adult stage of the cyclophyllid tapeworm *Hymenolepis diminuta* // Biology of the tapeworm *Hymenolepis diminuta*, ed. H. P. Arai. N. Y.: Acad. Press, 1980. P. 157—280.
- Shivers R. R., Siddiqui A. A., Podesta R. B. Integument of the tapeworm scolex. I. Freeze-fracture of the syncytial layer, microvilli and discoid bodies // Tissue & Cell, 1986. Vol. 18, N 6. P. 869—885.
- Smyth J. D., McManus D. P. The physiology and biochemistry of cestodes. Cambr.: Univ. Press, 1989. 410 p.

ИБП Севера ДВО АН СССР

Поступила 8.08.1991

THE STRUCTURE OF THE TEGUMENT OF THE CESTODE RAUSCHITAENIA ANCORA
(CYCLOPHYLLIDEA: DILEPIDIDAE)

V. V. Pospekhov, N. A. Pospekhova

Key words: cestode, ultrastructure, tegument, microtriches, penetration

SUMMARY

The ultrastructure of the tegument of *R. ancora* penetrating into snipe's gut wall is described. Four different tegument areas — the sucker, the scolex, the neck zone and the part of strobila, which is localized outside the capsule are distinguished. Distinctions in the microtriches structure and secretory inclusions depends on the mode of cestode fixation and the host-parasite interaction.

Вклейка к ст. В. В. Постпехова и др.

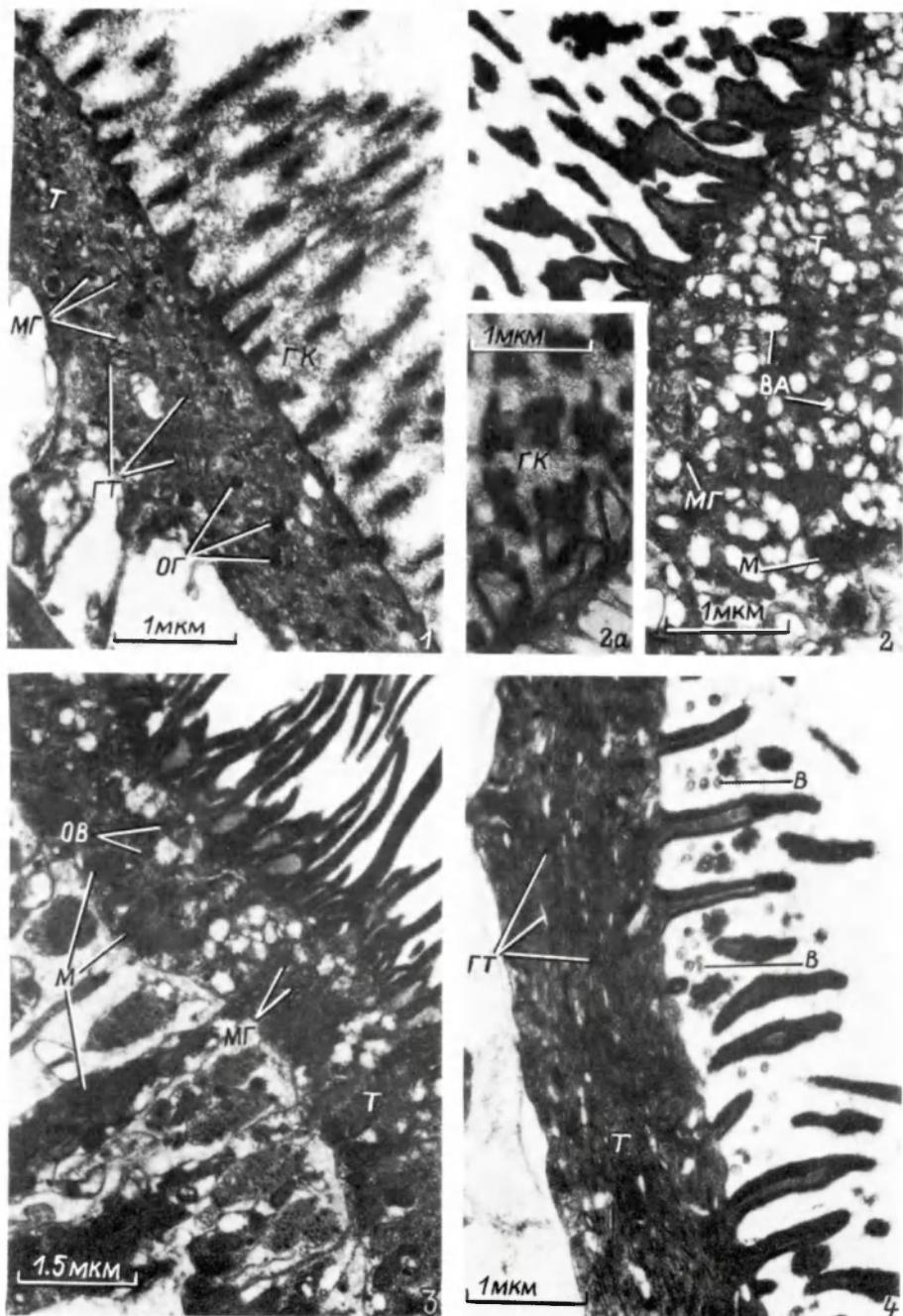


Рис. 1. Тегумент *R. ancora*.

Fig. 1. The tegument of *R. ancora*.

1 — присоски; 2 — сколекс; 2а — микротрихии сколекса; 3 — шейка; 4 — стробила за пределами капсулы;
В — везикулы; ВА — вакуоли; ГК — гликокаликс; ГТ — гигантлевидные тельца; М — митохондрии;
МГ — мелкие гранулы; ОВ — овощные гранулы; ОГ — округлые гранулы; Т — дистальная цитоплазма
тегумента.

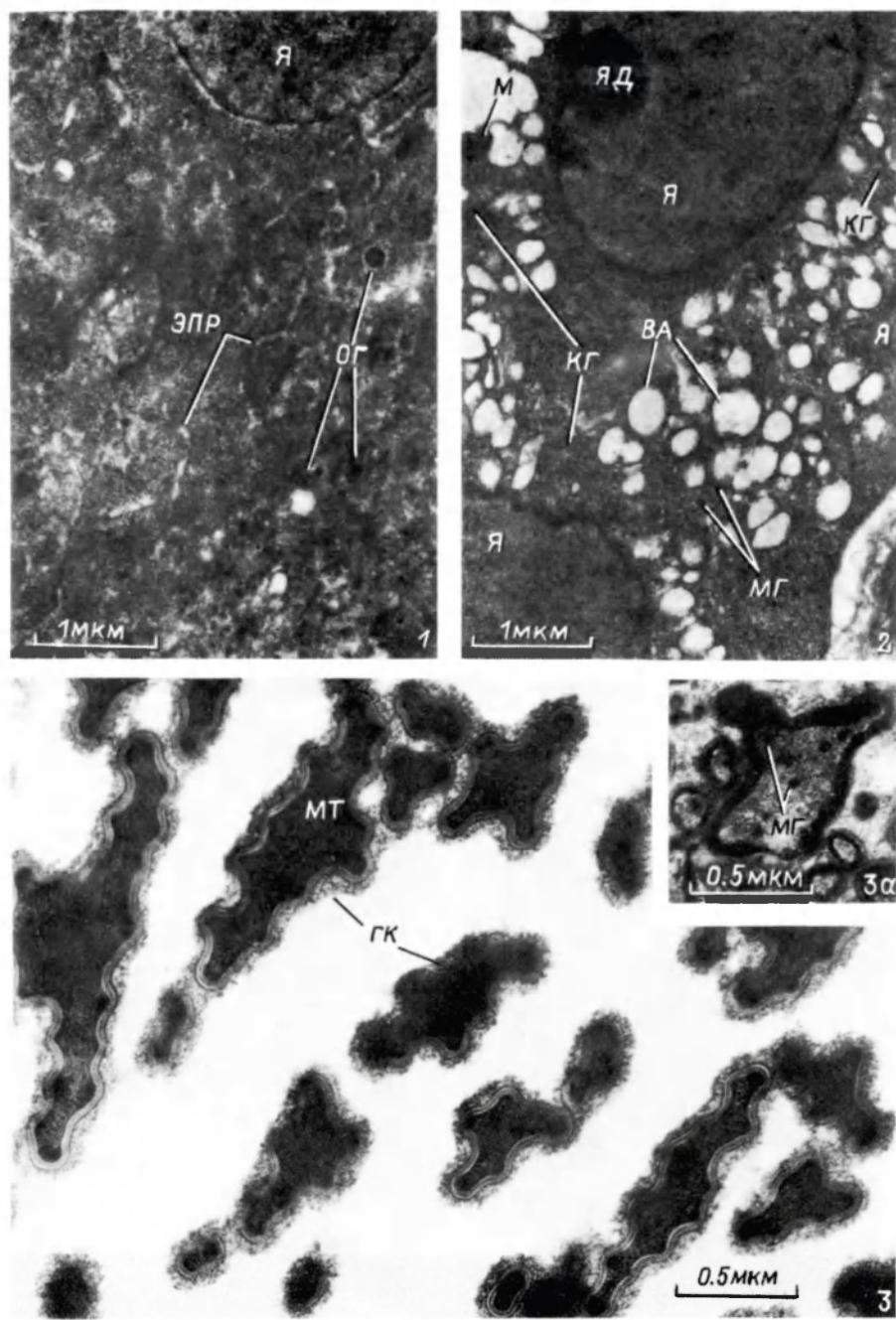


Рис. 2. Тегумент *R. ancora*.
Fig. 2. The tegument of *R. ancora*.

1 — цитон присоски; 2 — цитон сколекса; 3 — дистальная часть микротрихий сколекса (поперечный срез); 3α — основание микротрихий сколекса (поперечный срез); КГ — комплекс Гольджи; МТ — микротрубочки; ЭПР — каналы эндоплазматического ретикулума; Я — ядро; ЯД — ядрышко.
Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.